

УДК 576.895.121.21 : 591.46

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПРОТОКОВ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ
DIPHYLLOBOTRIUM LATUM (CESTODA: PSEUDOPHYLLIDEA):
ПРОТОКОИ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ

© Л. Г. Поддубная

Изучено строение протоков женской половой системы псевдофиллидной цестоды *Diphyllobothrium latum*. В зависимости от назначения и функции выводные протоки отличаются набором органоидов в дистальном синцитиальном цитоплазматическом слое, степенью развития подстилающей мускулатуры и особенностями организации апикальной поверхности. Выявлен ряд уникальных, ранее не отмеченных для цестод особенностей строения женских гениталий *D. latum*: микротрихиальный бордюр на поверхности дистальных и средних отделов матки, присутствие мощной мышечной обкладки до 13 мкм толщиной в дистальных отделах матки и семяприемника. На основе полученных и литературных данных дается морфологическое сравнение с аналогичными протоками других видов цестод и гельминтов в целом.

К настоящему времени накоплен определенный литературный материал по ультраструктуре отдельных участков женской половой системы цестод. Серия работ посвящена строению желточников ленточных червей (Brunanska, 1997; Swiderski, Mokhtar-Maamori, 1974; Swiderski, Mackiewicz, 1976; Swiderski e. a., 2000; Xylander, 1988 и др.). Значительный интерес был проявлен к ультраструктуре маточной стенки (Давыдов, Поддубная, 1988; Давыдов и др., 1997; Davydov, Korneva, 2000; Conn e. a., 1984; Conn, 1988, 1993; Conn, Forman, 1993; Swiderski, Tkach, 1997 и др.). Внимание было уделено и строению вагины (Beveridge, Smith, 1985). Ультраструктура женских генитальных протоков цестод в целом была рассмотрена на примере *Hymenolepis diminuta* (Lumsden, Specian, 1980), *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов и др., 1994), *Proteocephalus cernuae* (отряд Proteocephalidea), *Sobolevianthus* sp., *Microsomacanthus* sp., *Diorchis* sp. (отряд Cyclophillidea) (Колесникова, 1993). Несомненна актуальность дальнейших исследований, касающихся электронно-микроскопического изучения женских половых протоков цестод различных систематических групп для сравнительного анализа их ультраструктурных особенностей и выявления эволюционных тенденций формирования женских гениталий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования выбран представитель псевдофиллидных цестод лентец широкий — *Diphyllobothrium latum*. Взрослых червей добывали из кишечника котят, экспериментально зараженных плероцеркоидами *D. latum*. Последних извлекали из полости тела щук (*Esox lucius*), выловленных в Рыбинском водохранилище. Половозрелые членики паразитов фиксировали 4 %-ным глутаровым альдегидом, дофиксировали 1 %-ным OsO₄, дегидратировали в спиртах и ацетоне и заливали в аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца

по Рейнольду и просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100C. Идентификацию отделов половой системы проводили на полуточных аралдитовых срезах, окрашенных толуидиновым синим.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Протоки женской половой системы *D. latum* образованы сплошным синцитиальным цитоплазматическим слоем, содержащим ядра, и мышечной обкладкой. В зависимости от назначения и функции протоки отличаются набором органоидов в дистальном слое, степенью развития подстилающей мускулатуры и особенностями организации апикальной поверхности.

Яичник. Двухлопастной яичник ограничен от окружающих тканей слаборазвитой пограничной пластинкой (рис. 1, А). В его составе можно выявить три морфологических типа клеток. Первый тип — эпителиальные клетки с длинными множественными разветвленными отростками, содержащими огромное число митохондрий, отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, а также значительное число свободных рибосом (рис. 1, Б). Отростки этих клеток образуют «стенку» яичника и заполняют пространство между клетками двух других типов (оогониями и ооцитами). Оогонии в большей степени локализованы в кортикальной зоне яичника. Они представляют собой плотно упакованные мелкие клетки с примерно равным ядерно-плазменным соотношением. Ядро клеток с ядрышком и множественными гетерохроматиновыми скоплениями. В плотной оогональной цитоплазме присутствуют рибосомы и митохондрии (рис. 1, В). Продукты оогенеза — ооциты — расположены в центральной зоне яичника. Ооциты характеризуются крупным ядром и ядрышком, плотной рибосомальной цитоплазмой с округлыми кортикальными гранулами (рис. 1, Г). Обычными органоидами являются митохондрии, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, элементы комплекса Гольджи. Мостик яичника заполнен электронно-светлыми полостями, разделенными отростками эпителиальных клеток, и зрелыми ооцитами (рис. 1, А).

Овикарп. Эпителиальная стенка овикарпа аналогична таковой яичника и представлена отростками его эпителиальных клеток. В просвете овикарпа обнаружена клетка с крупным ядром, содержащим электроннодense ядрышко. Ядро и цитоплазма клетки содержат незначительное число свободных рибосом, в цитоплазме выявлены крупные вакуоли. В зоне локализации клетки стенку овикарпа подстилают два слоя кольцевой мускулатуры (рис. 1, Г).

Яйцевод. Синцитиальный эпителий яйцевода варьирует по высоте от 1.8 до 6.97 мкм в местах расположения ядер. В структуре стенок проксимального и дистального отделов яйцевода наблюдаются незначительные различия. Апикальная поверхность проксимального отдела образована длинными тонкими ламеллярными структурами, заполняющими просвет протока (рис. 1, Д). Эпителиальный слой в своей базальной части содержит ядра. Перинуклеарная цитоплазма заполнена многочисленными рибосомами. Аналогичные по плотности участки цитоплазмы просматриваются на всем протяжении стенки яйцевода. Митохондрии, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, элементы комплекса Гольджи, многочисленные светлые везикулы в апикальных участках эпителия, а также скопления рибосом являются доминирующими органоидами этого отдела. К синцитиальному эпителию плотно примыкают 2—3 слоя волокон гладкой мускулатуры. Волокна разветвляются и анастомозируют друг с другом. По направлению к дистальному отделу уменьшается количество ламеллярных структур и увеличивается число везикул.

Желточные протоки. Эпителий собираательных желточных канальцев, соединяющихся с желточными фолликулами, и желточных протоков несет реснички (рис. 1, Ж). В апикальных участках цитоплазматического слоя выявлены множественные кинетосомы с поперечной пластинкой в переходной зоне. Толщина стенки собираательных канальцев около 0.83 мкм, а в районе локализации ядер может дости-

гать 2.73 мкм. Цитоплазма заполнена большим количеством рибосом, встречаются митохондрии. Собирательные канальцы лишены мышечной обкладки.

Апикальная эпителиальная поверхность желточных протоков изрезана и образует разнообразной формы и размеров выросты (рис. 1, Ж). Цитоплазматический слой толщиной 2.85 мкм содержит центрально локализованные ядра с обильным гетерохроматином, большое количество митохондрий, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, группы свободных рибосом. Незначительно инвагинированную базальную мембрану подстилают 1—2 слоя кольцевой мускулатуры.

Желточный резервуар. В тонкой стенке желточного резервуара (0.48 мкм) ядер немного. Она содержит мало митохондрий, свободные рибосомы, цистерны эндоплазматического ретикулума и покрыта редкими ресничками. Обширная полость резервуара, так же как и желточных протоков, заполнена плотно упакованными желточными клетками, содержащими множественные желточные гранулы (рис. 1, Е).

Вагина. Синцитиальный цитоплазматический слой вагины покрыт однородными микротрихиями с базальной частью длиной 0.32 ± 0.02 мкм и электроннодenseной апикальной до 0.85 мкм (рис. 2, А). Вагинальная стенка толщиной 3.96 ± 0.925 мкм содержит характерные для покровов цестод включения — палочковидные тельца. Многочисленные ядра располагаются центрально и базально. Цитоплазма вокруг них заполнена свободными рибосомами, тогда как периферические участки содержат, помимо палочковидных телец, еще один тип секрета — светлые и средней электронной плотности везикулы (рис. 2, А). Инвагинированную базальную мембрану и развитую базальную пластинку подстилают несколько упорядоченных мощных слоев кольцевой и продольной мускулатуры, под которыми залегает межклеточный фибрillлярный слой, пронизанный отростками нижележащих миобластов. Вагинальная полость содержит сперматозоиды.

Семяприемник. Вид *D. latum* обладает крупным семяприемником. Плотный цитоплазматический слой стенки семяприемника толщиной 0.93 ± 0.13 мкм насыщен рибосомами. Эпителий содержит многочисленные выпячивающиеся в полость протока ядра, в местах расположения которых синцитиальная цитоплазма достигает толщины 2.8 ± 0.42 мкм (рис. 2, Б). Апикальная поверхность покрыта многочисленными некрупными ветвящимися отростками, конечные ветви которых похожи на ламеллярные структуры. Базальная мембрана образует глубокие втячивания в синцитиальный цитоплазматический слой. Базальная пластинка и мощные плотно прилегающие друг к другу мышечные слои подстилают эпителий семяприемника. Толщина такой мышечной обкладки 11.38 ± 0.97 мкм. Она включает слои как кольцевых, так и продольных мышечных волокон с множественными миобластами, расположенными как в толще среди мышечных волокон, так и в базальной части (рис. 2, Б).

Между яйцеводом и непосредственно оотипом выявлен необычный канал женской половой системы. Синцитиальная стенка канала содержит множественные везикулы с электронно-светлым содержимым (рис. 2, В). В цитоплазме встречаются как одиночные вакуоли, так и их скопления, а также электронно-плотные гранулы. Апикальная поверхность синцития покрыта редкими микротрихиями с удлиненной базальной и электронно-плотной апикальной частями. Весь просвет протока заполнен цитоплазматическим материалом, включающим большое количество свободных рибосом и «ядрышкоподобных телец». Эпителиальные микротрихии проникают в глубь этой массы, периферические участки которой содержат фрагменты базальных и апикальных частей, а также целые микротрихии (рис. 2, В). Синцитиальный эпителий канала подостлан фибрillлярной базальной пластинкой и 1—2 слоями кольцевых мышечных волокон.

Оотип. Синцитиальный цитоплазматический слой проксимального, примыкающего к яйцеводу отдела оотипа характеризуется глубокой изрезанностью. Наличие многочисленных ветвящихся выростов, покрытых в свою очередь ламеллами и ресничками, приводит к образованию складчатоподобных клапанов (рис. 2, Г). Толщина эпителиального слоя оотипа 4.12 ± 0.43 мкм, но может достигать 7 мкм в местах расположения ядер. Эпителий оотипа содержит значительное количество центрально-

локализованных ядер. Крупные, с большим количеством гетерохроматина ядра встречаются в стенке оотипа одиночно, парами, группами (до трех ядер в каждой) (рис. 2, *Д*). Для проксимального отдела оотипа характерны не только апикальная, но и базальная изрезанность. «Кружевная» стенка (рис. 2, *Г*) содержит множество свободных рибосом, цистерн эндоплазматического ретикулума, встречаются митохондрии. Апикальные цитоплазматические выросты заполнены по периферии множеством мелких электронно-светлых везикул.

В полости среднего отдела оотипа выросты и ламеллы не формируют клапановидных образований (рис. 2, *Д*). Эпителий не пронизан многочисленными глубокими разветвленными инвагинациями апикальной и базальной мембран. Цитоплазма содержит большое количество митохондрий со множеством крист, немногочисленные светлые везикулы, цистерны эндоплазматического ретикулума, а также выявлены десмосомальные соединения в ее апикальных участках.

На расстоянии 3—8.2 мкм от эпителиальной стенки среднего отдела оотипа располагаются железы Мелиса. Они представлены одиночными крупными цитонами, цитоплазма которых заполнена многочисленными округлыми секреторными гранулами $0.45 \pm 0.02 \times 0.36 \pm 0.15$ мкм (рис. 2, *Е*). Гранулы неоднородны по плотности и заполнены концентрическими рядами плотного и менее электронно-плотного материала. Перинуклеарная цитоплазма изобилует расширенными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума, свободными рибосомами. Отростки железистых клеток образуют множественные секреторные резервуары, которые переходят в протоки, пронизывающие мускульный и эпителиальный слои оотипа (рис. 2, *Д*). Апикальные отделы протоков соединены септированными десмосомами с его эпителиальной цитоплазмой. По периферии протоков располагаются микротрубочки, а их цитоплазма содержит секреторные гранулы. Последние за счет разрыва апикальной мембраны выделяются в полость оотипа и обнаруживаются в пазухах между выростами и ламеллами. Синцитиальный эпителий подостлан тонкой базальной пластинкой и 1—2 рядами мышечных волокон.

Проток оотип — матка. Проток между оотипом и маткой образован тонким эпителиальным слоем с ядрами, свободными рибосомами, митохондриями, скоплениями гликогена. Его апикальная поверхность сформирована короткими выростами. Полость такого протока содержит оплодотворенное яйцо с зародышем, желочными клетками и несформированной наружной оболочкой (рис. 3, *А*). Такое яйцо заполняет просвет протока так, что апикальные эпителиальные выросты плотно примыкают к яйцевой поверхности. В данном отделе женской половой системы формируется яйцевая оболочка путем отложения отдельных желочных глобул на ее поверхность (рис. 3, *Б*). Благодаря этому происходит утолщение яйцевой оболочки до 1 мкм.

Собственно маточный проток включает яйца с развитой электронноплотной оболочкой.

Матка. Стенка проксимального отдела матки 0.65 ± 0.13 мкм толщины содержит единичные крупные ядра (рис. 3, *В*). В местах расположения последних синцитиальный эпителий утолщается до 1.9 мкм. Перинуклеарная цитоплазма плотная за счет многочисленных свободных рибосом. Аналогичные плотные участки цитоплазмы выявлены на всем протяжении стенки матки. Митохондрии, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, скопления гранул гликогена, редкие везикулы наблюдаются в стенке проксимального отдела. Апикальные участки цитоплазмы формируют некрупные волнообразные выросты (рис. 3, *В, Г*). Базальная мембрана незначительно инвагинирована, подостлана базальной пластинкой и 2—3 слоями мышечных волокон и небольшими миобластами. При этом многочисленные, рыхло расположенные отростки последних с незначительным количеством рибосом и гликогена занимают значительный объем вокруг матки (рис. 3, *Г*). По мере удаления от оотипа выявлен принципиально иной характер апикальных структур маточной стенки. Апикальная поверхность средних и дистальных отделов матки покрыта микротрихиями. Если в средних отделах матки они немногочисленны и нередко лежат горизонтально, то эпителий дистального отдела матки более густо покрыт микротрихиями (рис. 3, *Е, Ж*).

Микротрихии имеют четкую дифференциацию на базальную и апикальную части. Базальная часть длиной 0.7 ± 0.57 мкм переходит в электронноплотный апикальный участок, достигающий 1.31 мкм. Обнаружено, что микротрихии касаются яйцевой оболочки, при этом их апикальные участки окружают яйцо. Меняется толщина маточного эпителия от 0.7 мкм в средних отделах матки до 1.8 мкм в дистальных. Синцитиальная цитоплазма средних отделов матки заполнена везикулами, и лишь перинуклеарная цитоплазма вокруг крупных ядер плотная и содержит множество свободных рибосом. Отдельные участки синцитиальной цитоплазмы дистальных отделов матки соединены десмосомальными контактами. Маточный эпителий подстилан базальной пластинкой и нижележащими слоями продольной и кольцевой мускулатуры, достигающей наибольшего развития в дистальных отделах матки, где они залегают на протяжении 13 мкм от ее стенки. По всей длине полость матки заполнена яйцами с толстой оболочкой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все протоки женской половой системы *D. latum* построены по типу синцитиально-го эпителия с ядрами в его толще. Следует отметить, что в местах расположения ядер происходит утолщение генитального эпителия. Аналогичное строение половых протоков выявлено и у других исследованных цестод (Давыдов и др., 1994; Колесникова, 1993; Lumsden, Specian, 1980, и др.). Напротив, стенки вагины *Phyllobothrium vagans* (Beveridge, Smith, 1985), а также средних железистых отделов матки *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов, Поддубная, 1988) и *Diplocotyle olrikii* (Давыдов и др., 1997) построены по типу погруженного эпителия. У *D. latum*, несмотря на присутствие покровных микротрихий на апикальной поверхности вагины и средних и дистальных отделов матки, ядра локализованы непосредственно в толще синцитиального эпителия, а не под ним, аналогично архитектонике тегумента. Вероятно, подобное строение вагинальной стенки подтверждает мнение о ее формировании из клеток центрального полового зачатка, способных дифференцироваться в тегументоподобные структуры, а не путем инвагинации покровных элементов (Lumsden, Specian, 1980; Давыдов и др., 1994).

Наличие микротрихий на поверхности дистальных и средних отделов матки является фактом уникальным, ранее не отмеченным для других цестод. Сложно объяснить их назначение. Как известно, микротрихии тегумента цестод наряду с фиксаторной и трофической функциями (Куперман, 1988) способствуют движению паразита или, наоборот, сохранению его локализации на определенном участке (Berger, Mettrick, 1971; Mettrick, Podesta, 1974). *D. latum* наделены сильно извитой маткой, заполненной яйцами с толстой скорлупой. По-видимому, в этом случае микротрихии помогают перемещению яиц в маточной полости. Подтверждением предложенной гипотезы служит слабое развитие подстилающей маточную стенку мускулатуры (за исключением дистального отдела) и обнаружение микротрихий, апикальные отделы которых как бы «поддерживают» яйца во взвешенном состоянии в полости матки.

Одной из характерных морфологических особенностей матки *D. latum* является присутствие мощного слоя кольцевых и продольных мышечных волокон (до 13 мкм толщиной) в дистальных ее отделах. Это может свидетельствовать о том, что яйца из дистального отдела матки путем сокращения развитой мышечной обкладки выбрасываются в кишечник окончательного хозяина. По-видимому, у рассматриваемого вида отрыв зрелых члеников от стробилы играет меньшую роль в распространении яиц.

Синцитиальный цитоплазматический слой стенки средних и дистальных отделов матки заполнен многочисленными везикулами. Имеются данные о секреторной активности маточного эпителия гименолепидид (Conn, Forman, 1993), а также о специализированных маточных железах, характерных для монозоичных и циатоцефалидных цестод (Давыдов, Поддубная, 1988; Давыдов и др., 1997). Как известно, яйца кариофиллид и циатоцефалалят выделяются по мере их формирования в кишечник рыб. По мнению вышеназванных авторов, функция маточных желез сводится к защите яиц

липопротеиновым секретом при прохождении их через химически активную среду кишечника. Вероятно, везикулярный секрет маточной стенки *D. latum* является аналогичным средством защиты яиц в полости кишечника окончательного хозяина.

Протоки женской половой системы цестод характеризуются различным строением апикальной поверхности. У *D. latum* апикальными структурами являются микротрихи (в вагине, а также в средних и дистальных отделах матки), реснички, ламеллярные выросты. Многочисленные реснички эпителия собирает желточных канальцев, желточных протоков и оотипа способствуют продвижению желточных клеток к месту оплодотворения. В противоположность ресничкам длинные ламеллярные выросты яйцевода образуют сложную лабиринтную систему, препятствующую попаданию сперматозоидов в яичник. А за счет многочисленных ветвящихся выростов, дополнительно несущих еще ламеллы и реснички, в полости оотипа образуются замкнутые пространства, задерживающие половые продукты в этом отделе половой системы.

Следует отметить, что апикальная и базальная эпителиальные мембранны яйцевода и оотипа и базальная мембрана семяприемника *D. latum* образуют глубокие многочисленные инвагинации в глубь синцитиальной цитоплазмы. Существует мнение, что подобные втячивания способны увеличивать полость протоков в период их заполнения половыми продуктами (Xylander, 1988).

Синцитиальные стенки протоков *D. latum* отличаются не только по характеру апикальных структур, но и по количеству и расположению подстилающих мышечных слоев, а также по типу расположения миобластических и паренхимных отростков, окружающих трубчатые протоки. У данного вида цестод мощная мышечная обкладка толщиной до 13 мкм с плотно прилегающими друг к другу кольцевыми и продольными мышечными волокнами выявлена в области семяприемника и дистального отдела матки. Присутствие развитой мускулатуры свидетельствует о сильной сократимой активности этих отделов половой системы. Несколько упорядоченных слоев кольцевых и продольных мышечных волокон обнаружено под стенкой вагины. У протоков с ресничным покрытием не выявлено развитой мышечной обкладки. Они подстиланы лишь одним, реже двумя слоями кольцевой мускулатуры. Следует обратить внимание на расположение миобластических отростков проксимального и среднего отделов матки. Маточная трубка проходит среди рыхлолокализованных отростков миобластов, разделенных широкими прослойками межклеточного пространства. Без сомнения, эта особенность строения связана с подвижностью окружающих клеточных элементов, необходимой в период заполнения маточной полости яйцами.

Изучение ультратонкого строения женской половой системы *D. latum* выявило присутствие трех типов клеточных элементов в яичнике (ооциты, оогонии и эпителиальные клетки). Подобная ультраструктурная организация яичника описана для многих видов trematod (Подвязная, 1990; Erasmus, 1973; Grant e. a., 1977; Holy, Wittrock, 1986 и др.) и моногеней (Halton e. a., 1976). Значительные вариации отмечены в строении овиканта гельминтов. У кариофиллидной цестоды *Caryophyllaeus laticeps* основание воронки яйцевода окружено сфинктером, образованным тесно прилегающими друг к другу кольцевыми мышечными волокнами (Давыдов и др., 1994). У trematodes *Prosthodendrium ascidia* воронка овиканта также замыкается кольцевым сфинктером, регулирующим поступление зрелых ооцитов в яйцевод (Подвязная, 1990). Помимо сфинктера, контролировать выход ооцита способна клетка, заполняющая просвет овиканта trematod *Philophthalmus rhionica* (Тихомиров, 1980) и *Paramphistomum cervi* (Gupta e. a., 1983). У цестоды *D. latum* в просвете овиканта также обнаружена подобная клетка, вероятно, способная к фильтрации ооцитов по степени их зрелости. Ультратонкая организация яйцевода исследуемого вида незначительно варьирует по длине, лишь ближе к дистальному концу уменьшается количество апикальных ламелл. В то же время эпителий яйцевода ряда видов trematod подразделяют на бесресничный и ресничный отделы (Подвязная, 1990; Тихомиров, 1980; Erasmus, 1973; Grant e. a., 1977 и др.), а у некоторых видов trematod реснички, наряду с ламеллярными выростами, выявлены на всем протяжении яйцевода (Rees, 1979). Наибольшее морфологическое сходство в строении женских генитальных протоков

гельминтов можно отметить для желточных протоков и оотипа (Колесникова, 1993; Erasmus, 1973; Grant e. a., 1977). Несмотря на сходство, желточные протоки некоторых видов трематод не имеют апикального ресничного покрытия (Подвязная, 1990; Тихомиров, 1980), а железы Мелиса могут быть представлены двумя типами клеток (Колесникова, 1993; Threadgold, Irwin, 1970). Для *D. latum* характерно присутствие желточного резервуара, покрытого редкими ресничками, и выявлен только один тип желез Мелиса.

Полилецитальные яйца псевдофилидных цестод содержат ооцит с несколькими желточными клетками (Swiderski, Conn, 1999). Выявлено, что в полости оотипа вокруг комплекса ооцит-желточные клетки у *Schistosoma japonicum* формируется при участии секрета желез Мелиса слой, препятствующий деградации желточных клеток (Moczon, Swiderski, 1998). Результаты данного исследования показали, что формирование толстой, до 1 мкм толщиной, оболочки яиц *D. latum* осуществляется в протоке, расположенному между оотипом и маткой. При этом утолщение яйцевой оболочки происходит путем отложения отдельных желточных глобул на поверхностный слой сформированного в оотипе комплекса, подобного таковому *S. japonicum*.

Оплодотворение у большинства гельминтов происходит либо в полости яйцевода, либо в специальном оплодотворительном канале, локализованном проксимальнее оотипа (Swiderski, Conn, 1999). К сожалению, у вида *D. latum* мы не смогли обнаружить ооцитов, слившихся со сперматозоидами. Но проведенное ультраструктурное изучение женских репродуктивных органов выявило наличие протока, который, вероятно, является оплодотворительным. Синцитиальный эпителиальный слой этого протока имеет некоторое морфологическое сходство с таковым средних отделов матки: присутствуют электронно-светлое везикулярное содержимое и апикальные микротрихи. Полость протока заполнена цитоплазматическим материалом с характерными для ооцитов «ядрышкоподобными» тельцами (Swiderski, Conn, 1999), его кортикальный слой пронизан эпителиальными микротрихиями, которые, по-видимому, защищают цитоплазматическую массу в просвете протока. Аналогом эпителиальной выстилки столь необычного протока, на наш взгляд, служит синцитиальный слой, окружающий яйцеклетку «яйцевого комка» скребней с той лишь разницей, что покрыт он микровиллями (Peura e. a., 1982).

Полученные данные по ультраструктурной организации женских репродуктивных протоков представителя псевдофилидных цестод *D. latum* свидетельствуют о сходстве и морфологическом разнообразии их строения как в пределах класса цестод, так и среди различных таксонов гельминтов.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 99-04-48465.

Список литературы

Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidea // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 449—456.

Давыдов В., Поддубная Л. Г., Колесникова Г. А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda: Caryophyllidea) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 501—509.

Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Куперман Б. И. Ультраструктура некоторых систем органов *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) в связи с особенностями его жизненного цикла // Паразитология. 1997. Т. 31. С. 132—141.

Колесникова Г. А. Сравнительно-морфологическое изучение генитальной системы цестод различных таксономических групп: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 21 с.

Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод: Онтогенетический и эволюционные аспекты. Л.: Наука, 1988. 167 с.

Подвязная И. М. Строение женской половой системы *Prosthodendrium ascidia* (Trematoda, Lecithodendriidae) // Паразитические и свободноживущие черви: Фаунистика и морфология // Тр. Зоологического Института АН СССР. 1990. Т. 221. С. 61—78.

Тихомиров И. А. Жизненный цикл *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda: Philophthalmidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 20 с.

Berger J., Mettrick D. F. Microtrichial polymorphism among hymenolepid tapeworms as seen by scanning electron microscopy // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1971. Vol. 90, N 4. P. 393—403.

Beveridge I., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* (Cestoda: etraphyllidea) // Z. Parasitenk. 1985. Bd 71. S. 609—616.

Brunanska M. Proteocephalus exiguis La Rue, 1911 (Cestoda, Proteocephalidae): ultrastructure of the vitelline cells // Helminthologia. 1997. Vol. 34. P. 9—13.

Conn D. B. Fine structure, development, and senescence of the uterine epithelium of *Mesocestoides lineatus* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Trans. Am. Microsc. Soc. 1988. Vol. 106, N 1. P. 63—73.

Conn D. B. Ultrastructure of the gravid uterus of *Hymenolepis diminuta* (Platyhelminthes: Cestoda) // J. Parasitology. 1993. Vol. 79, N 4. P. 583—590.

Conn D. B., Etges F. J., Sidner R. A. Fine structure of the gravid paruterine organ and embryonic envelopes of *Mesocestoides lineatus* (Cestoda) // J. Parasitology. 1984. Vol. 70, N 1. P. 68—77.

Conn D. B., Forman L. A. Morphology and fine structure of the gravid uterus of three hymenolepidid tapeworm species (Platyhelminthes: Cestoda) // Invertebrate Reproduction and Development. 1993. Vol. 23, N 2—3. P. 95—103.

Davydov V. G., Korneva J. V. Differentiation and structure of a uterus for *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miyato, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidae) // Helminthologia. 2000. Vol. 37, N 2. P. 77—82.

Erasmus D. A. A comparative study of the reproductive system of mature, immature and unisexual female *Schistosoma mansoni* // Parasitol. 1973. Vol. 67. P. 240—256.

Grant W. C., Harkema R., Muse K. E. Ultrastructure of *Pharyngostomoides procyonis* Harkema 1942 (Diplostomatidae) II. The female reproductive system // Journ. Parasitol. 1977. Vol. 63. P. 1019—1030.

Gupta B. C., Guraya S. S., Parshad V. R. Morphological and histochemical observations on the oocapt and oviductal transport of oocytes in *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) (Digenea: Trematoda) // J. Helminthol. 1983. Vol. 57. P. 149—153.

Halton D. W., Stranock S. D., Hardcastle A. Fine structural observations on oocyte development in monogeneans // Parasitology. 1976. Vol. 73. P. 13—23.

Holy J. M., Wittrock D. D. Ultrastructure of the female reproductive organs (ovary, vitellaria, and Mehlis'gland) of *Halipegus eccentricus* (Trematoda: Derogenidae) // Can. Journ. Zool. 1986. Vol. 64. P. 2203—2213.

Lumsden R. D., Specian R. The morphology, histology, and fine structure of the adult stage of the cyclophyllidean tapeworm *Hymenolepis diminuta* // Biology of the Tapeworm *Hymenolepis diminuta*. New York, 1980. P. 157—280.

Mettrick D. F., Podesta R. B. Ecological and physiological aspects of helminth-host interactions in the mammalian gastrointestinal canal // Adv. Parasitol. 1974. Vol. 45, N 4. P. 307—318.

Moczon T., Swiderski Z. *Schistosoma japonicum*: The chemical nature of the secretion produced by the Mehlis'gland // Wiadomosci Parazytologiczne. PTP 18th Congress Abstracts. 1998. Vol. 44. P. 598.

Peura R., Valtonen E. T., Crompton D. W. T. The structure of the mature oocyte and zygote of *Corynosoma semerme* (Acanthocephala) // Parasitology. 1982. Vol. 84. P. 475—479.

Rees F. G. The morphology and ultrastructure of the female reproductive ducts in the metacercaria and adult of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophylidae) // Z. Parasitenk. 1979. Bd 60. S. 157—176.

Swiderski Z., Chomicz L., Gryther-Ziecina B., Tkach V. Electron microscope study on vitellogenesis in *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidae, Catenotaeniidae) // Acta Parasitologica. 2000. Vol. 45, N 2. P. 97—107.

Swiderski Z., Conn D. B. Ultrastructural aspects of fertilization in *Proteocephalus longicollis*, *Inermicapsifer madagascariensis*, and *Mesocestoides lineatus* (Platyhelminthes, Cestoda) // Acta Parasitologica. 1999. Vol. 44, N 1. P. 19—30.

Swiderski Z., Mackiewicz J. S. Electron microscope study of vitellogenesis in *Glaridacris catostomi* (Cestoidea: Caryophyllidae) // Int. Journal for Parasitology. 1976. Vol. 6. P. 61—73.

Swiderski Z., Mokhtar-Mamori F. Etude de la vitellogenese de *Bothriocephalus clavibothrium Ariola*, 1899 (Cestoda: Pseudophyllidae) // Z. Parasitenk. 1974. Bd 43. S. 135—149.

Swiderski Z., Tkach V. Differentiation and Ultrastructure of the Paruterine Organs and Paruterine Capsules in the *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) Luhe, 1910, a Parasite of Amphibians // Int. J. Parasitology. 1997. Vol. 27, N 6. P. 635—644.

Threadgold L. T., Irwin S. W. B. Electron Microscope Studies of *Fasciola hepatica* IX. The Fine Structure of Mehlis' Gland // Z. Parasitenk. 1970. Vol. 35. P. 16—30.

Xylander W. E. R. Ultrastructural studies on the reproductive system of Gyrocotylidea and Amphilinidea (Cestoda). I. Vitellarium, vitellocyte development and vitelloganglion in *Amphilina foliacea* (Rudolphi, 1819) // Parasitol. Res. 1988. Vol. 74. P. 363—370.

Институт биологии внутренних вод,
Борок

Поступила 15 XII 2000

ULTRASTRUCTURE OF GENITAL SYSTEM DUCTS
OF *Diphyllobothrium latum* (CESTODA: PSEUDOPHYLLIDEA):
THE DUCTS OF THE FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM

L. G. Poddubnaya

Key words: *Diphyllobothrium latum*, reproductive system, ultrastructure.

SUMMARY

The components of the female reproductive system of *Diphyllobothrium latum*, including ovary, oviduct, vitelline ducts, vitelline reservoir, vagina, seminal receptacle, ootype with unicellular Mehlis's gland, ootype-uterine duct and uterus were observed with the electron microscope. The epithelium of the female reproductive system ducts consists of a nucleate syncytial layer. Structural differences in apical surface of the ducts, the number of nuclei and organelles in syncytial layer as well as the number of underlaid muscles were revealed. The regional differentiations of the uterus wall were registered. The middle and distal region of uterus was covered with microtriches. The filamentous microtriches were observed in apical surface of vagina. The epithelium of seminal receptacle and distal region of uterus were underlaid by the powerful muscle layers. The fertilization canal was revealed. It was shown that the formation of egg shells implemented by the deposit of vitelline globules in their surface in the ootype-uterine duct. Structural and functional differences of different parts of female apparatus in various groups of cestodes are conditioned by species biology.

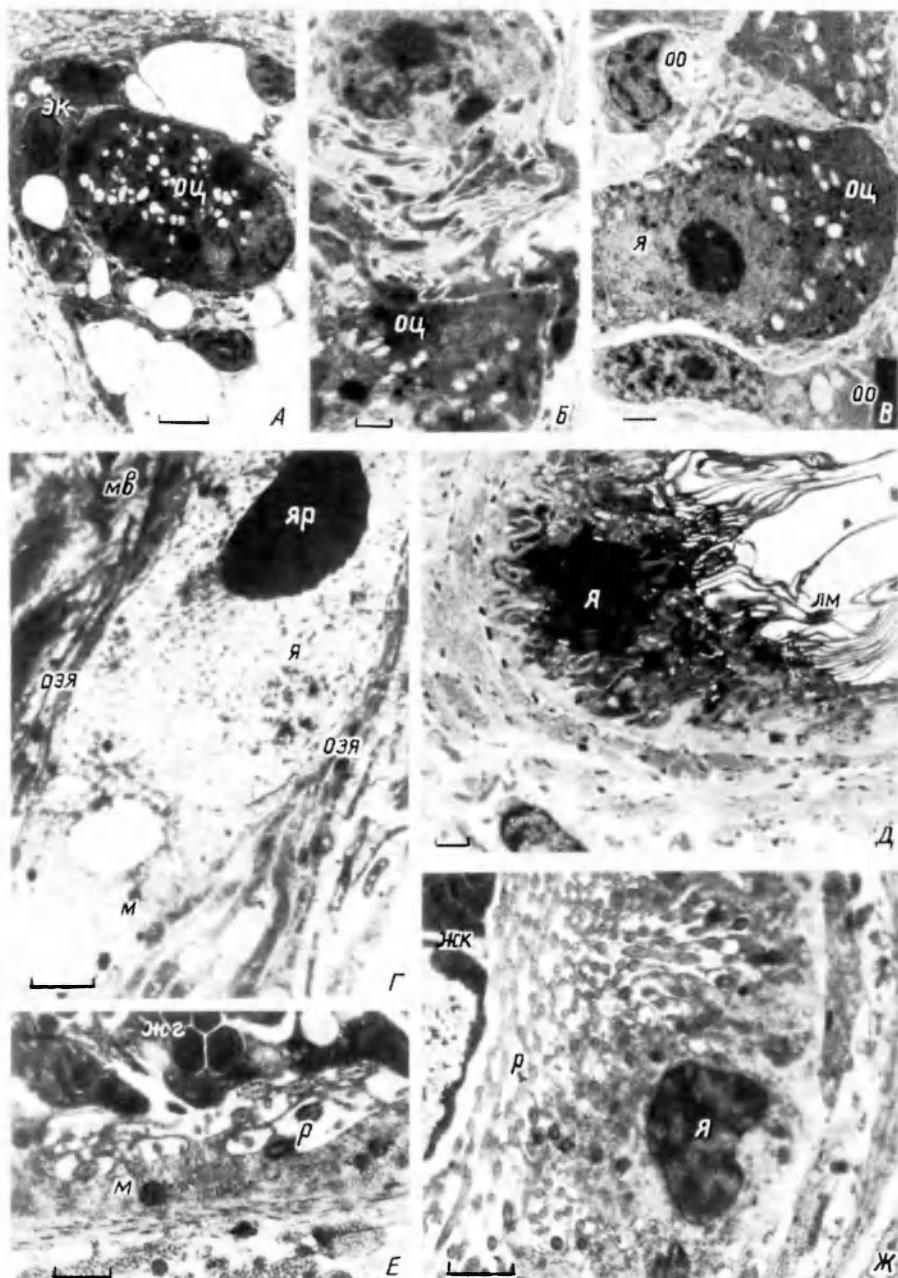


Рис. 1. Строение яичника и проксимальных выводных протоков *Diphyllobothrium latum*.
 А — участок истмуса яичника, масштаб — 2 мкм; Б — эпителиальная клетка яичника; В — ооцит и оогонии; Г — полость овикарта; Д — эпителий яйцевода (масштаб Б—Д — 1 мкм); Е — синцитиальная цитоплазма желточного резервуара, масштаб — 0,5 мкм; Ж — стенка желточного протока, масштаб — 1 мкм. жг — желточные глобулы; жк — желточные клетки; лм — ламеллярные структуры; м — митохондрии; мв — мышечные волокна; оо — оогоний; оц — ооцит; оэк — отростки эпителиальных клеток яичника; р — реснички; эк — эпителиальные клетки яичника; я — ядро; яр — ядрышко.

Fig. 1. Structure of the ovary and proximal ducts of *Diphyllobothrium latum*.

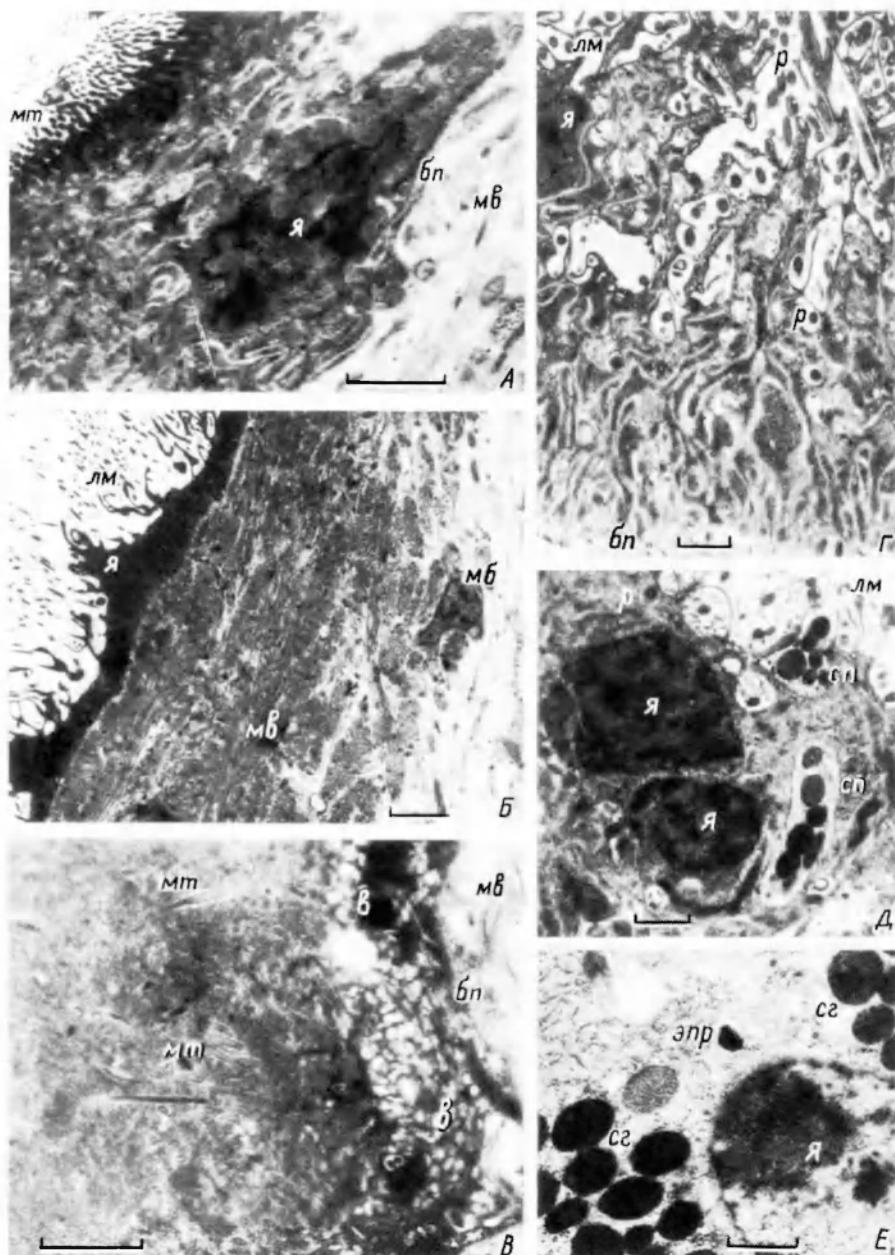


Рис. 2. Строение эпителия вагины, семяприемника, оплодотворительного канала и оотипа.

А — вагинальная стенка с цитоном, масштаб — 1 мкм; Б — эпителий семяприемника с мышечной обкладкой, масштаб — 2 мкм; В — оплодотворительный канал с микротрихиами и цитоплазматическим материалом в его полости; Г — стенка оотипа; Д — протоки желез Мелиса в эпителии оотипа (масштаб В—Д — 1 мкм); Е — цитон железы Мелиса, масштабный отрезок — 0.5 мкм. *bl* — базальная пластинка; *в* — везикулы; *мб* — миобласт; *мт* — микротрихии; *сг* — секреторные гранулы; *сн* — секреторные протоки; *эпр* — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Structure of the vaginal epithelium, seminal receptacle, fertilization canal, and ootype.

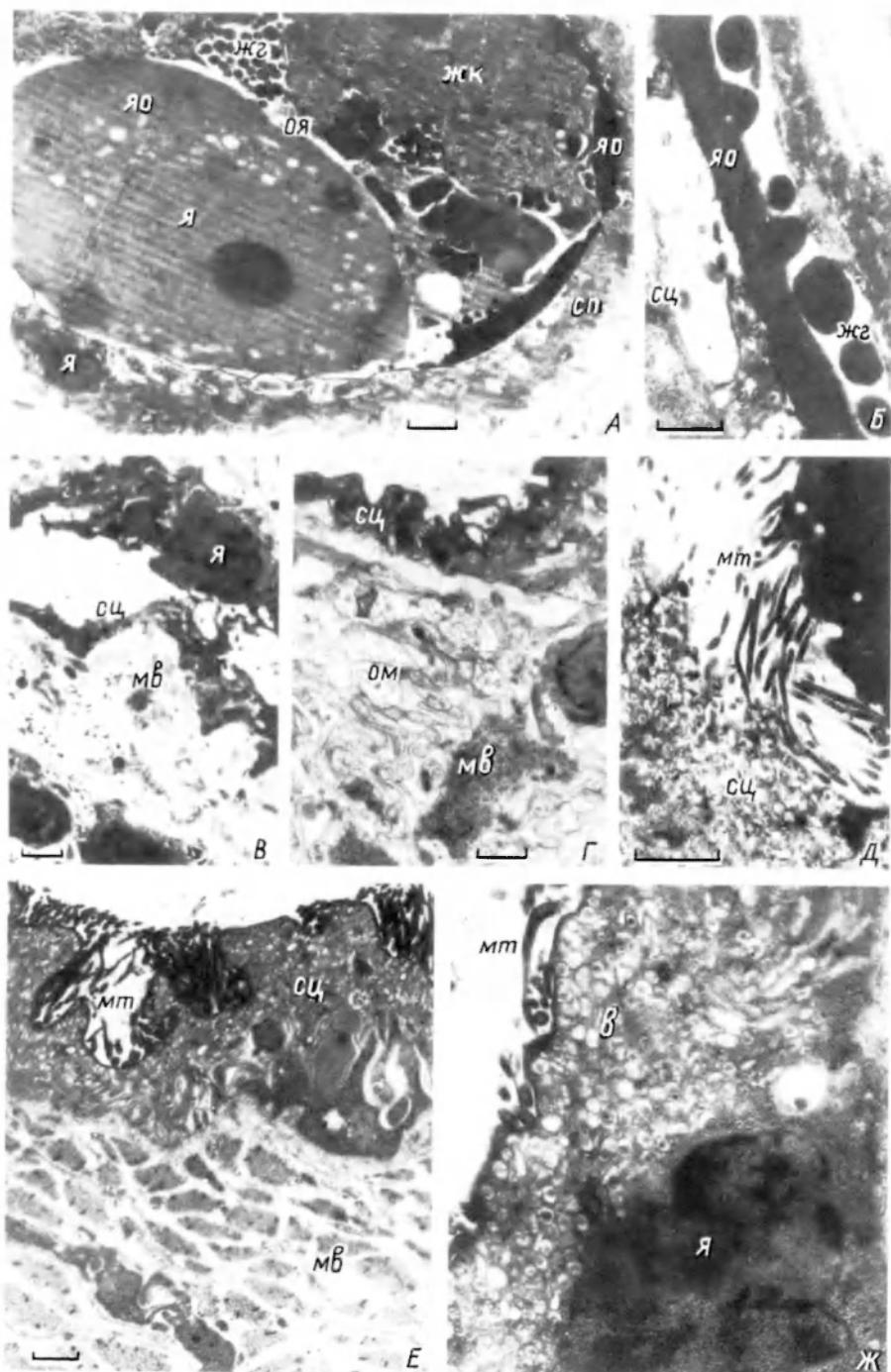


Рис. 3. Ультраструктура маточного протока *Diphyllobothrium latum*.

А — проток оотип — матка, масштаб — 2 мкм; Б — формирование яйцевой оболочки, масштаб — 0.5 мкм; В — цитон в эпителии проксимального участка матки; Г — отростки миобластов, окружающих маточную трубку в проксимальных участках; Д — взаимоотношение апикальных микротрихий и яйцевой оболочки; Е — дистальные участки маточной трубки (масштаб В—Е — 1 мкм); Ж — органоиды синцитиальной цитоплазмы дистальных участков матки, масштаб — 0.5 мкм. ом — отростки миобластов; оя — оплодотворенное яйцо; сц — синцитиальная цитоплазма протока; яо — яйцевая оболочка. Остальные обозначения, как на рис. 1 и рис. 2.

Fig. 3. Ultrastructure of the uterine duct of *Diphyllobothrium latum*.